LES TYPES DE SCLÉRITES FOLIAIRES ET LA CLASSIFICATION DES MEMECYLON AFRICAINS

T. A. Rao & H. Jacques-Félix

Rao, T. A. & Jacques-Félix, H. — 18.09.1978. Les types de sclérites foliaires et la classification des Memecylon africains, *Adansonia*, ser. 2, 18 (1) : 59-66. Paris. ISSN 0001-804X.

Résumé : Les extrémités nervaires des *Memecylon* sont généralement caractérisées par des sclérites terminales. Les quatre types reconnus chez les espèces africaines correspondent aux unités taxonomiques suivantes : 1° sclérites filiformes aux sect. *Mouririoidea, Polyanthema* et *Afzeliana;* 2° sclérites polyrameuses à la sect. *Spathandra;* 3° sclérites ramiformes à la sect. *Biovulata;* 4° sclérites sphéroïdes, ou trachées normales, à la sect. *Strychnoidea.*

Abstract: The vein endings of *Memecylon* are generally characterised by terminal sclereids. The four types recorded in African species correspond to the following taxonomic units: 1° filiform sclereids to sect. *Mouririoidea, Polyanthema* and *Afzeliana;* 2° polyramous sclereids to sect. *Spathandra;* 3° ramiform sclereids to sect. *Biovulata;* 4° spheroidal sclereids, or conventional tracheids, to sect. *Strychnoidea.*

T. Ananda Rao, Botanical Survey of India, Sibpur, Howrah 711103, India.
Henri Jacques-Félix, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Les sclérites mésophylliennes sont des cellules différenciées, issues ou non des faisceaux vasculaires, solitaires ou indépendantes entre elles, et qui « contrastent considérablement avec le tissu qui les environne habituellement » (Boureau, 1954). Cette définition est plus étroite que celle donnée en 1889 par Tschirch (1889), laquelle incluait aussi les cellules scléreuses organisées en tissu, telles celles des faisceaux vasculaires, des sclérenchymes, etc. Comprises dans leur sens restreint, les sclérites sont donc des « anomalies » histologiques, n'existant que chez certains végétaux, affectant des formes caractéristiques de certains taxa, et présentant ainsi un grand intérêt pour la systématique. Leur typologie et leur répartition dans le règne végétal ont fait l'objet d'une mise au point récente par Rao & Bhupal (1973) à laquelle on peut se reporter pour l'ensemble du sujet.

La présence de sclérites chez les *Memecylon* a été reconnue dès 1887 par Lignier, mais c'est van Tieghem qui, le premier, en 1891, a utilisé ce caractère pour la classification des *Memecyloideæ*. Déjà, à cette époque, il avait décrit les principales formes de sclérites observées chez quelque soixante-dix *Memecylon*, surtout asiatiques, et donné quelques exemples du parti que l'on pouvait en tirer pour corriger certaines erreurs de détermination.

Dans une période plus récente, les recherches ont été poursuivies

par l'un de nous (T. A. RAO), soit seul, soit en collaboration, sur une centaine d'espèces de provenances diverses. Ces contributions successives ont permis de bien établir la typologie des sclérites et d'insister sur leur intérêt pour résoudre certains problèmes de synonymie et d'identification.

Par la présente étude, consacrée aux *Memecylon* africains, nous nous proposons de montrer que l'intérêt des sclérites se situe à un niveau supérieur de la systématique, car leurs caractères concordent avec ceux qui ont permis à l'un de nous (H. JACQUES-FÉLIX, 1978) de classer les espèces africaines de ce genre réputé confus.

MATÉRIEL

Nous devons à la courtoisie des Directeurs des herbiers du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (P), de l'Institut Komarov de Léningrad (LE) et du Botanical Survey of India de Sibpur (CAL), d'avoir pu disposer de nombreux spécimens. Pour éviter les redites nous présentons les espèces examinées et leur type de sclérites en un seul tableau. Certaines d'entre elles ont été étudiées d'après plusieurs récoltes que nous ne citons pas toujours intégralement. Enfin, nous ne faisons pas état des synonymes qui s'y rapportent.

TECHNIQUES

La feuille des *Memecylon* étant généralement coriace et opaque, il est nécessaire de l'éclaircir pour examiner les sclérites en lumière transmise. En principe, et selon des modalités variables avec sa nature, un fragment de limbe est traité par une solution aqueuse de 2 à 5 % d'hydroxyde de sodium (ou de potassium) et transféré, après plusieurs lavages, dans une solution d'hydrate de chloral. Ces préparations sont colorées à la safranine, par ex., et montées. On peut encore plus simplement reconnaître la morphologie des sclérites en les examinant directement dans le bleu coton, aprés avoir dilacéré les tissus traités. Les coupes transversales apportent des renseignements complémentaires, mais elles présentent souvent quelques difficultés d'exécution en raison de ce que les sclérites provoquent leur éclatement lors des passages dans l'hypochlorite de sodium.

ONTOGÉNIE ET TYPOLOGIE

Chez les *Memecylon* les sclérites du mésophylle sont des éléments terminaux ou subterminaux du système vasculaire, résultant d'une déviation du processus de la trachéogenèse. Leur ontogénie a été étudiée chez deux espèces de l'Inde (RAO, 1951, 1957). Elles se distinguent très tôt des cellules voisines par leur contenu protoplasmique dense et leur gros noyau. Au cours de leur croissance, elles divergent du plan de l'appareil vasculaire, atteignent de plus grandes dimensions que les trachées, et prennent leurs formes caractéristiques avec épaississement de leur paroi. En d'autres cas

MEMECYLON ÉTUDIÉS	Sclérites			trachées non ou peu différenciées
	filiformes	ramiformes ou polyrameuses	sphéroïdes	
M. afzelii G. Don : *Jacques-Félix 426* (P).	+			
M. arcuato-marginatum var. simulans Jac.-Fél., *ined.* : *Zenker 241* (LE).	+			
M. aylmeri Hutch. & Dalz. : *de Witte 3827* (P) . . .	+			
M. barteri Hook. f. : *Barter 2035* (LE); *Jacques-Félix 9183* (P)		+(2)		
M. bebaiense Gilg ex Engl. : *Le Testu 6429* (P) . . .			+	
M. blakeoides G. Don : *Letouzey 12645* (P); *Linder 1477* (LE).		+		
M. boukokoense Jac.-Fél. *ined.* : *Tisserant 1616* (P) .			+(1)	
M. candidum Gilg : *Zenker 241* (GH); *4728* (LE); *67* (P)	+			
M. cinnamomoides G. Don : *Jacques-Félix 429* (P).				+
M. dasyanthum Gilg ex Engl. : *Jacques-Félix 3040* (P)	+			
M. deminutum Bren. : *Drummond & Hemsley 2552* (P)	+			
M. engleranum Cogn. : *Adam 4089* (P)	+			
M. farronianum Jac.-Fél., *ined.* : *Le Testu 7776* (P)				+
M. fasciculare (Planch. ex Benth.) Naud. : *Chevalier 12384* (P).				+
M. flavovirens Bak. : *Salubeni 386* (P); *Goetze 763* (CAL)	+			
M. fosteri Hutch. & Dalz. : *Letouzey 4399* (P)			+	
M. germainii A. & R. Fern. : *Mpom 274* (P).	+			
M. golaense Bak. f. : *de Wilde 5718* (P)			+	+
M. guineense Keay : *Nozeran 955* (P); *Chevalier 17386, 19243* (P).			+(2)	
M. jasminoides Gilg : *Letouzey 1997* (P)			+(1)	
M. lateriflorum (G. Don) Bremek. : *Aubréville 1228* (P)	+			
M. laurentii de Wild. : *Louis 6319* (P).	+			
M. macranthum Jac.-Fél., *ined.* : *Walter 10* (P) . . .				+
M. macrodendron Gilg ex Engl. : *Le Testu 8177* (P)	+			
M. meiklei Keay : *Meikle 1253* (P).			+(1)	
M. membranifolium Hook. f. : *Louis 5873* (P); *Bégué 643* (P); *Farron 4120* (P); *Jacques-Félix 3220* (P); *Letouzey 9471* (P).			+(1-2)	
M. memecyloides (Benth.) Exell : *Killick 265* (P). . .				+
M. myrianthum Gilg : *N. Hallé 6496* (P)	+			
M. myrtilloides Markgr. : *Schlieben 3581* (P)	+			
M. ngouniense Jac.-Fél., *ined.* : *Le Testu 7710* (P).				+
M. normandii Jac.-Fél. : *Jacques-Félix 692* (P) . . .	+			
M. polyanthemos Hook. f. : *Jacques-Félix 1560* (P); *Thomas 5210* (LE).	+			
M. pulcherrimum Gilg : *Le Testu 9563* (P)				+
M. ramosum Jac.-Fél., *ined.* : *Adam 16847* (P) . .	+			
M. reygærtii de Wild. : *Zenker 4491* (LE); *Le Testu 8538* (P)			+(1-2)	
M. sapinii de Wild. : *Le Testu 7704* (P).			+(2)	
M. virescens Hook. f. : *Staudt 54* (LE); *Zenker 3058* (P), *4488* (LE).	+			
M. zenkeri Gilg : *Zenker & Staudt 264* (P)	+			

1. Sclérites localisées dans la zone médiane du limbe.
2. Présence de brachytrachéides.

la différenciation ne porte que sur la dilatation de la cellule terminale (trachéides). Ajoutons encore que les sclérites se forment aussi dès le pétiole (Jacques-Félix, Mouton & Chalopin, 1978).

On considérait, jusqu'à une date récente, que les sclérites foliaires étaient un caractère générique constant des *Memecylon*. En fait, plusieurs espèces africaines, qui avaient jusqu'alors échappé aux examens, en sont dépourvues, de sorte que les extrémités des nervures peuvent se présenter sous trois principaux aspects :

1) Trachées terminales non différenciées.

2) Trachées terminales différenciées en brachy- ou scléro-trachéides, observables chez quelques espèces par examen d'une surface suffisante des préparations. Ces productions s'ajoutent normalement aux sclérites, soit qu'elles se succèdent, soit qu'elles se juxtaposent à l'extrémité de la veinule (Pl. 1, *4*). Ces intéressantes particularités histologiques n'ont pas de signification générale et nous ne les retiendrons pas davantage.

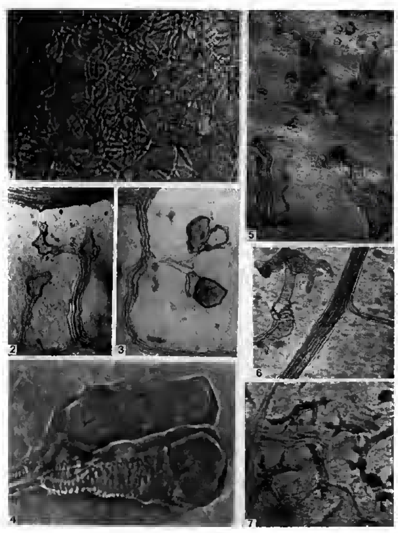
3) Trachées portant des sclérites proprement dites, solitaires ou groupées, de formes variables.

La typologie des sclérites, établie par Tschirch (1889), complétée par Rao & Bhupal (1973), est essentiellement morphologique. Elle distingue : *a*) les sclérites monomorphes, isodiamétriques ou bipolaires et plus ou moins semblables entre elles; *b*) les sclérites polymorphes, dont les expansions multipolaires sont variables de l'une à l'autre. En ce qui concerne les *Memecylon*, et en rapport avec les autres caractères foliaires (Jacques-Félix, Mouton & Chalopin, 1978), nous proposons une classification plutôt basée sur les affinités réelles. A cet égard, il existe deux catégories fondamentales nettement séparées : celle dont les sclérites sont filiformes, non ou peu lignifiées, et celle dont les sclérites sont plus massives et lignifiées. Cette dernière catégorie comprend elle-même plusieurs types morphologiques : sclérites ramiformes, ou polyrameuses, d'une part; sclérites sphéroïdes d'autre part, dont la présence est inconstante.

TYPES DE SCLÉRITES; TYPES FOLIAIRES; CLASSIFICATION

Les sclérites sont l'un des caractères de la nervation et contribuent à la définition des types foliaires décrits ailleurs (Jacques-Félix, Mouton & Chalopin, 1978). Elles interviennent aussi sur la morphologie externe : le caractère de l'épiderme « papilleux-muriqué », ou « lisse », utilisé par Wickens (1975) dans sa clé d'identification des *Memecylon* est-africains, résulte exactement de la présence ou non de sclérites.

1. Sclérites filiformes (Pl. 1, *1*). — Ces sclérites flexueuses, à extrémités subulées, font suite à des nervures tertiaires elles-mêmes capillaires. Elles ont un développement linéaire important et s'entrecroisent en tous sens, s'insinuant entre les cellules du parenchyme lacuneux et du tissu palissadique, venant s'appliquer contre les épidermes, tapissant même



Pl. 1. — Limbes (fragments) éclaircis de **Memecylon** montrant les types de sclérites : **1,** sclérites filiformes de **M. afzelii** (*Jacques-Félix 426*); remarquer leur enchevêtrement; **2** & **3,** sclérites sphéroïdes, ou subsphéroïdes, de **M. guineense** (*Rowland s.n.*); remarquer la variabilité de l'épaisseur des parois; **4,** jumelage d'une sclérite et d'une brachytrachéide terminales de M. **guineense** (*Chevalier 19243*); **5,** sclérites ramiformes de **M. barteri** (*Jacques-Félix 9183*); remarquer la différence d'épaisseur des parois; **6,** autre figure du matériel précédent, montrant une sclérite articulée à l'extrémité d'une trachéide; **7,** sclérites polyrameuses de **M. blakeoides** (*Linder 1477*). 1-3, 5-7 × 266; 4 × 400.

l'épiderme supérieur. Vues en plan sur un limbe éclairci, elles simulent un thalle prosenchymateux. Leur existence se traduit à l'extérieur par une surface irrégulière des épidermes. Elles apparaissent déjà sur le pétiole, parfois à proximité du faisceau médian, mais forment plus souvent des écheveaux, de part et d'autre des faisceaux latéraux, là où s'amorcent les marges du limbe (Jacques-Félix, Mouton & Chalopin, 1978).

Ces sclérites se rapportent au *type foliaire mémécyloïde*, qui inclut les sections *Mouririoidea*, *Polyanthema* et *Afzeliana*, que l'on pourrait regrouper en un seul sous-genre *Memecylon* (Jacques-Félix, 1978). Les *Mouriri*, autre genre de *Memecyloideæ* du continent américain, comprennent une petite section de trois espèces qui présentent ce même type de sclérites (Morley, 1976).

2. Sclérites ramiformes et polyrameuses (Pl. 1, *5*, *6*, *7*). — Ces sclérites, massives et lignifiées, accompagnent des nervures tertiaires elles-mêmes robustes avec extrémités obtuses. Elles sont à peu près également réparties dans le mésophylle. Celles de leurs extrémités qui sont orientées vers les épidermes ne les atteignent pas, ou en un seul point, ce qui se traduit à l'extérieur par des surfaces plus ou moins grenues. Elles apparaissent déjà sur le pétiole, où elles sont dispersées dans le parenchyme et sans rapport apparent avec les faisceaux.

Ce type de sclérites contribue à caractériser le *type foliaire spathandroïde*, qui inclut : la section *Spathandra*, caractérisée par les sclérites polyrameuses du mésophylle et du pétiole (Jacques-Félix, Mouton & Chalopin, 1978); la section *Biovulata*, caractérisée par les sclérites ramiformes du mésophylle et celles, plus rares et peu différenciées, du pétiole. Précisons que ces deux sections sont apparentées et pourraient être regroupées dans un sous-genre *Spathandra*.

3. Sclérites sphéroïdes, peu différenciées ou nulles (Pl. 1, *2*, *3*). — A côté des *Memecylon* précédemment classés, nous avons, en Afrique : des espèces dont les nervures présentent des sclérites sphéroïdes uniformément réparties sur le limbe; d'autres dont les sclérites sont plus rares, localisées, par ex., de part et d'autre de la nervure médiane; d'autres enfin dont les extrémités sont « normales », ou parfois plus ou moins différenciées en brachytrachéides. Si quelques espèces semblent constamment pourvues ou dépourvues de sclérites, il en est d'autres chez lesquelles le caractère est indécis ou variable selon les feuilles examinées. Ces sclérites n'affectent pas grandement les tissus du mésophylle et ne se traduisent pas toujours clairement par la granulation des épidermes. Leur présence est également irrégulière sur les pétioles et ne concorde pas toujours avec celle des limbes correspondants.

Avec ou sans sclérites, ce type de nervation reste parfaitement distinct des précédents et caractérise le *type foliaire strychnoïde*, propre à la section *Strychnoidea* définie aussi par d'autres caractères. Les espèces dépourvues de sclérites ne sont pas rares et nous pourrions en ajouter une dizaine à celles qui sont citées au tableau. Si certaines sont effectivement appa-

rentées, on ne peut affirmer que l'absence de sclérites corresponde à une subdivision qui serait justifiée par ailleurs. La question est posée de savoir si des facteurs extérieurs interviennent sur la variabilité de ce caractère. La forme sphéroïde est reconnue chez le *M. oligoneuron* Bl., d'Indonésie, ayant aussi une nervation spathandroïde, mais ce peut être une simple convergence.

CONCLUSIONS

Le genre *Memecylon* est un genre fort ancien, ainsi qu'en témoigne son extension depuis le continent africain jusqu'aux terres du Pacifique, en passant par celles de l'Océan Indien. Il est réputé homogène, ou du moins formé d'une somme confuse de quelque trois cent cinquante espèces, alors qu'une dispersion aussi vaste, sur des aires aussi morcelées, aurait dû favoriser la formation d'unités subordonnées bien distinctes. Si les organes floraux de ce genre, effectivement peu évolué, sont médiocrement diversifiés dans leur morphologie externe, ils recèlent cependant quelques caractères fondamentaux, mis en évidence par des études plus approfondies, et avec lesquels ceux des organes foliaires sont en corrélation.

Nos investigations sur les sclérites conduisent aux conclusions suivantes :

1. La morphologie des sclérites est une composante majeure et souvent décisive de la typologie foliaire : soit que ce caractère permette d'unifier des formes secondaires de nervation; soit qu'il introduise, inversement, une distinction valable dans un type uniforme de nervation.

2. Les sclérites observées en Afrique sont peu diversifiées et correspondent à trois types foliaires principaux.

3. Les types morphologiques de sclérites ne sont significatifs que dans la mesure où leur corrélation avec les autres caractères fondamentaux de la classification est démontrée. Les rapports sont simples en Afrique où les trois principaux types correspondent à trois groupes systématiques, eux-mêmes subdivisés en six sections.

4. La comparaison entre types africains et indo-asiatiques de sclérites montre que certains sont communs et que d'autres sont particuliers à chacune de ces régions. Cette répartition géographique des sclérites, transposée au plan de la taxonomie, permet d'avancer : *a*) que l'unité (subgen. *Memecylon*) caractérisée par des sclérites filiformes et typifiée par le *M. capitellctum* L., de Sri Lanka, est bien commune à l'Afrique et à l'Asie; *b*) que les autres unités sont probablement limitées à l'Afrique. En effet, on ne peut induire que la section *Strychnoidea* a une extension asiatique, du seul fait qu'une espèce de type foliaire strychnoïde (feuilles trinerviées et sclérites sphéroïdes) y existe. Dans l'ignorance des caractères primaires

de l'espèce concernée, *M. oligoneuron*, on ne peut qu'assurer qu'elle n'appartient pas au sous-genre *Memecylon:* les sclérites contribuent à la définition des unités taxonomiques, elles n'en décident pas.

5. L'existence, d'une part, de *Memecylon* porteurs de sclérites sphéroïdes et d'espèces apparentées qui en sont dépourvues; l'existence d'autre part, de *Memecylon* distincts ayant des sclérites polyrameuses, permet de penser qu'une évolution africaine s'est produite selon deux voies opposées à partir du type sphéroïde : l'une vers une complication des formes, passant d'abord par le type ramiforme et aboutissant au type polyrameux; l'autre conduisant, inversement, vers une régression de ce caractère générique ancestral, passant d'abord par une moindre différenciation des sclérites, puis à leur raréfaction sur l'appareil vasculaire et aboutissant à leur complète disparition.

6. De nouvelles perspectives s'ouvrent à l'étude des sclérites, en raison des arguments que ces intéressantes productions histologiques apportent à l'élaboration d'une classification naturelle du genre *Memecylon.*

Bibliographie

Boureau, E., 1954, — *Anatomie végétale*, 3 vol. (Sclérites, 1 : 104), Paris.
Foster, A. S., 1946. — Comparative morphology of the foliar sclereids in the genus Mouriria Aubl., *Journ. Arnold Arbor.* 27 : 253-271.
Jacques-Félix, H., 1978. — Les subdivisions du genre Memecylon en Afrique, *Adansonia*, ser. 2, 17 (4) : 415-424.
Jacques-Félix, H., Mouton, J.-A. & Chalopin, M., 1978. — Nervation et types foliaires chez les Memecylon africains, *Adansonia*, ser. 2, 18 (1) : 67-81.
Lignier, O., 1887. — Recherches sur l'anatomie comparée des Calycanthées, des Mélastomacées et des Myrtacées, *Arch. Bot. Nord de la France* IV (Thèse), 455 p., 18 pl.
Morley, T., 1976. — Memecyleæ, *Fl. Neotropica*, Monogr. n° 15, 295 p.
Rao, T. A., 1951. — Studies on foliar sclereids in Dicotyledons V. Structure and development of the terminal sclereids in the leaf of Memecylon heyneanum Benth., *Proc. Indian Acad. Sci.* 34 B : 329-334.
Rao, T. A., 1957. — Comparative morphology and ontogeny of foliar sclereids in seed plant. I. Memecylon L., *Phytomorphology* 7 : 306-330.
Rao, T. A. & Bhupal, O. P., 1973. — Typology of sclereids, *Proc. Indian Acad. Sci.* 77 B : 41-55.
Rao, T. A. & Bhupal, O. P., 1974. — The utility of sclereid Typology in solving problems of synonymy in a few taxa of the genus Memecylon, *Proc. Indian Acad. Sci.* 80 B : 291-300.
Rao, T. A. & Dakshni, K. M. M., 1963. — Systematics of Memecylon. A preliminary survey based on the sclereid morphology, *Proc. Indian Acad. Sci.* 58 B : 28-35.
Tschirch, A., 1889. — *Angewandte Pflanzenanatomie* 1 (Sclérites: 300-307).
Van Tieghem, Ph., 1891. — Sur la structure et les affinités des Mémécylées, *Ann. Sci. Nat.* 7 (13) : 23-92.
Wickens, G. E., 1975. — Melastomataceæ, *Fl. Trop. E. Afr.* : 1-95.